UTILISATION DE MUTANTS «GOLDEN» COMME TEMOINS INTRA-LOTS POUR LE TESTAGE DES PERFORMANCES DE CROISSANCE CHEZ LA TRUITE ARC-EN-CIEL

par

J.M. BLANC (1), B. CHEVASSUS (2) et H. POISSON (1)

RESUME.— Le testage de la croissance chez des alevins de Truite arc-en-ciel appartenant à 15 fratries indépendantes a été effectué d'une part sur des lots de ces fratries sans mélange, et d'autre part sur des lots où l'échantillon de la fratrie était mélangé à un échantillon témoin tiré d'une population à phénotype «golden» de même âge. Les résultats de ces lots avec témoins montrent que les effets environnementaux collectifs (entre lots de même fratrie) sur l'échantillon familial et sur l'échantillon témoin sont positivement corrélés. En revanche, les effets parentaux (entre fratries) sont à l'origine d'une corrélation négative, la croissance des témoins étant freinée proportionnellement aux performances de la fratrie à laquelle ils sont associés. De ce fait, l'utilisation de l'analyse discriminante permet de définir une fonction de la performance de l'échantillon familial et de celle de son témoin maximisant très efficacement les différences entre fratries par rapport aux variations environnementales. Comparée à la performance mesurée classiquement à partir des lots sans mélange, cette fonction discriminante apparaît beaucoup plus puissante, sans pour autant faire intervenir de variation significative liée à l'aptitude spécifique à la compétition. L'évaluation de cette méthode, pour pallier les difficultés pratiques de la sélection de groupe chez les poissons, fait l'objet de la discussion.

SUMMARY.— A growth test among rainbow trout fingerlings from 15 independant sib-groups was made using two procedures, namely (1) comparison of unmixed samples of these sib-groups, and (2) comparison of batches where each sib-group sample was mixed with a control sample drawn from a population of «golden» phenotype of same age. The results obtained from these control-inclusive batches show that the collective environmental effects (between replicates within sib-groups) acting on the sib-group sample and on the control sample are positively correlated. On the contrary, the parental effects (between sib-groups) induce a negative correlation, the growth of control fishes being impaired porportionnaly to the growth performance of the sib-group to which they are associated.

The use of discriminant analysis thus enables to define a function of the performance of the sib-group as well as of that of its control which efficiently maximizes the between sib-groups differences, in relation to the environmental variation. When compared to the classical measurement of performance in unmixed lots, this discriminant function appears to be much more powerful, nevertheless without being biased by any significant variation due to specific ability for competition. The discussion deals with the evaluation of this method. in alleviating the practical difficulties of group selection in fishes.

En développement depuis une dizaine d'années, les recherches relatives à la génétique de la croissance chez les Salmonidés et particulièrement chez la truite Arc-en-Ciel, ont

(1) Laboratoire d'Ecologie des Poissons, Centre de Recherches Hydrobiologiques, INRA, Saint-Pée-sur-Nivelle, F 64310 Ascain.

(2) Laboratoire de Physiologie des Poissons, Centre National de Recherches Zootechniques, INRA, F 78350 Jouy-en-Josas.

Cybium, 1983, 7 (2) : 93-103.

déjà fourni de nombreuses informations. Les travaux d'Aulstad *et al.* (1972), Chevassus (1976), Gall et Gross (1978), Klupp (1979) et Refstie (1980) entre autres, permettent d'envisager avec optimisme la mise en place de programmes d'amélioration génétique et les premiers essais de sélection familiale pour la croissance (Kincaid *et al.* 1977) sont d'ores et déjà concluants.

De tels programmes toutefois ne sont pas sans poser des problèmes pratiques sérieux liés notamment à l'impossibilité de marquer les poissons à un stade suffisamment précoce : de ce fait, il est nécessaire d'élever les groupes génétiques en testage dans des installations compartimentées, avec toutes les conséquences que d'éventuels effets environnementaux collectifs peuvent alors avoir (Chevassus *et al.*, 1980). Les palliatifs utilisés habituellement consistent à homogénéiser autant que possible les conditions de milieu, et à repliquer chaque groupe testé dans plusieurs compartiments ou bassins, ce qui augmente considérablement le coût des opérations.

L'idée qu'une solution satisfaisante pourrait être trouvée en plaçant avec chaque lot testé un échantillon d'individus génétiquement marqués jouant le rôle de témoins a conduit les auteurs à utiliser expérimentalement dans ce but la mutation «golden» chez la truite Arc-en-Ciel.

MATERIEL ET METHODES

Conditions expérimentales

Quinze familles de frères-soeurs indépendantes ont été constituées, ainsi qu'une population témoin hétérozygote pour le gène dominant «golden». Ce gène est respon sable d'une dépigmentation des individus, qui sont alors de couleur jaune orangée.

Les fécondations ont été effectuées le même jour au laboratoire de Physiologie des Poissons de Jouy-en-Josas. Les fratries ont été engendrées par quinze couples de reproducteurs choisis au hasard dans une population à large base génétique. Par ailleurs. les ovules de huit femelles de cette population ont été fécondés par le sperme de six mâles porteurs du gène «golden» pour obtenir les individus témoins.

Les oeufs ont été incubés à Jouy-en-Josas, puis transférés dans les installations expérimentales de Saint-Pée-sur-Nivelle, où les lots expérimentaux ont été mis en place. Deux types de lots ont été constitués à partir de chaque fratrie :

a) échantillon de la fratrie (250 oeufs) sans mélange ;

b) mélange d'échantillons de la fratrie considérée (125 œufs) et de la population témoin «golden» (150 œufs).

Les cinq fratries les plus nombreuses ont permis de constituer chacune 4 lots de type a et 3 lots de type b. Les dix autres fratries n'ont fourni chacune que 3 lots de type a et 2 lots de type b.

Ces lots (85 au total) ont été installés dans des auges compartimentées (compartiments identiques de 80 cm x 42 cm, avec 12 cm de hauteur d'eau) alimentées par de l'eau de la Nivelle filtrée. Ils y ont été élevés jusqu'à l'âge de 5 mois après l'éclosion.

Au cours de cette période, les effectifs des lots ont été réduits à deux reprises pour éviter

la surdensité, les individus gardés étant choisis au hasard :

— à l'âge de 3 mois : 150 individus, dont 75 «golden» dans les lots de type b

— à l'âge de 4 mois : 80 individus, dont 40 «golden» dans les lots de type b

Cinq séries de mesures ont été effectuées, à trois âges successifs :

— à 90 jours : longueurs individuelles

— à 120 jours : longueurs individuelles et poids moyens

— à 150 jours : longueurs individuelles et poids individuels.

Les mesures individuelles ont porté sur des échantillons de 40 individus dans les lots de type a, et de 40 individus de chaque phénotype dans les lots de type b (à l'exception des mesures à 150 jours : 40 survivants au plus, 39 en moyenne).

Les poids moyens ont été obtenus par pesée globale et comptage, pour chaque lot et phénotype.

Méthodes statistiques

D'après ces données expérimentales, trois variables ont d'abord été analysées séparément :

X_S : performance des individus des fratries testées sans mélange (lots de type a)

X_T : performance des individus des fratries en présence de «golden» (lots de type b)

T : performance des individus témoins «golden» (lots de type b).

Le modèle d'analyse de variance utilisé est hiérarchique à effets aléatoires, normaux et centrés :

$x_{ijk} = \mu + \alpha_i + \beta_{ij} + \epsilon_{ijk}$ dans lequel

μ est l'espérance de la variable

α_i est l'effet familial (fratrie)

β_{ij} est l'effet du compartiment d'élevage (lot intra fratrie)

ϵ_{ijk} est l'effet individuel (résidu intra lot, sauf poids moyens à 120 jours).

Les paramètres de distribution des résidus ont été calculés d'après Snedecor et Cochran (1967). Les composantes de variances (σ^2_α, σ^2_β et σ^2_ϵ) ont été estimées selon Becker (1967).

En second lieu, les moyennes de X_T et T dans chaque lot de type b, ont fait l'objet, après transformation logarithmique, d'une analyse discriminante. Le principe de la méthode est donné par Lefebvre (1980), le calcul dans le cas de deux variables et l'ajustement d'une fonction discriminante théorique étant détaillés dans Bartlett (1951).

Enfin, la méthode de décomposition de variances et de covariance (Becker, 1967) a permis la comparaison de la fonction discriminante obtenue et de la performance X_S mesurée sans témoin.

RESULTATS

Statistiques élémentaires sur les données brutes

Le tableau I présente les principaux résultats des analyses statistiques relatives aux 5

Tableau I : Statistiques élémentaires sur les données brutes

Caractère (âge)		Moyenne	Résidus : coefficients de variation (%)	d'asymétrie	d'applatissement	Composantes de la variance Fratries	Compartiments	Résidus	Totale
Longueur (mm)	X_S	52,5	6,1	- 0,27	0,56	5,2	0,7	10,2	16,1
(90 jours)	X_T	53,7	6,3	- 0,45	1,20	6,5	0,3	11,4	18,2
	T	49,5	7,9	- 0,36	0,52	(0,3)	0,7	15,2	16,2
Longueur (mm)	X_S	66,6	7,6	- 0,18	0,52	5,9	3,1	25,8	34,8
(120 jours)	X_T	68,6	7,8	- 0,38	0,59	15,6	3,6	28,3	47,5
	T	60.8	9,5	(- 0,12)	(0,17)	(1,3	2,3	33,5	37,1
Longueur (mm)	X_S	80,4	8,4	(- 0,02)	0,75	8,9	2,6	46,2	57,7
(150 jours)	X_T	84,1	9,2	- 0,29	0,86	21,8	2,1	60,0	83,9
	T	71,2	10,9	(- 0,10)	(0,04)	5,8	2,1	60,6	68,5
Poids (dg)	X_S	35,6				16,0	6,4		
(120 jours)	X_T	40,1	*	*	*	39,3	6,7	*	*
	T	26,3				3,2	3,4		
Poids (dg)	X_S	71,0	26,3	0,48	0,31	54,0	31,4	348,9	434,3
(150 jours)	X_T	84,0	27,6	0,53	0,39	211,6	30,9	538,6	781,1
	T	49,2	35,2	0,68	0,76	33,7	11,2	300,2	345,1

X_S = Mesure sur les échantillons de fratries sans mélange

X_T = Mesure sur les échantillons de fratries en présence de témoins "golden"

T = Mesure sur les témoins "golden"

(...) = Estimations non significatives

* = Données non recueillies

séries de mensurations effectuées. Ces résultats mettent en évidence :

— des écarts résiduels importants, en particulier chez les individus «golden», distribués sans asymétrie ni aplatissement notable, mais dont la variance augmente avec le temps, le coefficient de variation n'étant que légèrement accru ;

— une variation liée à des effets environnementaux collectifs (compartiments) augmentant également avec le temps ;

— enfin, une variation entre fratries : prévisible chez les individus issus de ces fratries, elle apparaît néanmoins plus forte dans les lots en présence de témoins «golden» (X_T) que dans ceux élevés sans mélange (X_S). Paradoxale par contre est l'apparition d'une telle variation significative, à partir de 120 jours, chez les individus «golden» eux-mêmes (T), pourtant issus d'un «pool» génétique unique.

Analyse de la dispersion dans les lots avec témoins «golden»

Les statistiques élémentaires suggérant l'intérêt d'une transformation logarithmique, la relation entre les performances des échantillons de fratries testées et des échantillons «golden» correspondants a été étudiée à partir des moyennes transformées :

$x_T = 100 \text{ Log}_e X_T$ et $t = 100 \text{ Log}_e T$

Pour ces deux variables, la figure 1 montre les nuages de dispersion des écarts entres replicats intra-fratries pour les trois mesures de longueur. Il apparaît que les échantillons des fratries testées et leurs échantillons témoins «golden» respectifs sont liés dans ce cas par une relation positive, autrement dit que les effets d'environnement commun affectent ces deux groupes d'une manière comparable. La figure 2 montre par contre les nuages de dispersion des valeurs moyennes (moyenne des replicats) des fratries et de leurs témoins golden. Il apparaît dans ce cas une relation négative évoluant au cours du temps dans le sens d'un accroissement de la variance de t. Les mesures de poids fournissent des diagrammes analogues.

Dans ces conditions, l'analyse de la dispersion à un âge donné doit permettre le calcul d'une fonction discriminante maximisant le rapport des variances inter - et intra - fratries. Les résultats de ce calcul figurent au tableau II. Dans tous les cas, la variation entre fratries apparaît presque totalement concentrée sur la première variable canonique, elle-même hautement significative.

On note d'autre part que la pente du vecteur propre correspondant devient proche de -1 dès l'âge de 120 jours. Il est de ce fait intéressant de tester l'ajustement de la fonction théorique $z = x_T - t$. Ce calcul conduit alors, sauf pour la première mesure de longueur, à des valeurs propres voisines de celles du tableau II et les χ^2 testant la variation inexpliquée par cette fonction sont tous non significatifs.

Comparaison des performances dans les lots sans mélange et dans ceux avec «golden»

Dans chaque série de mesures, chaque fratrie fournit deux estimations de performance moyenne : l'une calculée d'après les lots sans mélange (avec transformation $x_S = 100 \text{ Log}_e X_S$), l'autre calculée d'après la fonction discriminante obtenue dans les lots avec témoins «golden».

La liaison entre les deux estimateurs est présentée graphiquement sur la figure 3 d'après

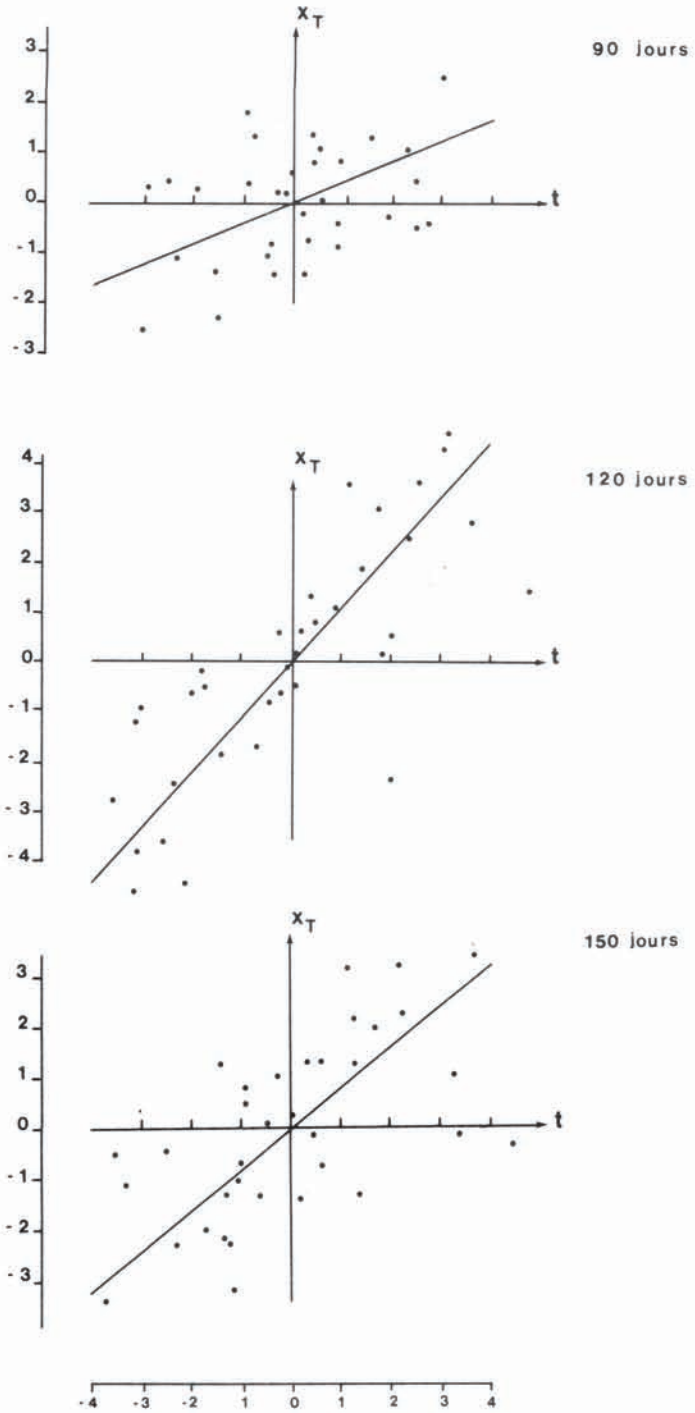

Fig. 1.— Diagrammes de dispersion centrés entre compartiments intra-fratries (mesures de longueur) : échantillons testés (x_T) en présence de témoins «golden» (t).

Tableau II. Analyse discriminante dans les lots avec témoins «golden»

Caractère (âge)	Source de variation	d.l	Σ t²	Σ tx_T	Σ x²_T	n°	Valeurs propres	χ²	d.l.	Signification	Fonction discriminante z
		Sommes de carrés et de produits				Test des axes canoniques					
Longueur (90 jours)	Fratries	14	96,3	- 216,7	761,2	1	24,570	82,7	15	S 1 ‰	x_T - 0,371 t
	Compartiments	20	87,9	22,4	42,6	2	0,331	7,3	13	NS	
	Totale	34	184,2	- 194,3	803,8						
Longueur (120 jours)	Fratries	14	229,3	- 404,1	1 184,2	1	29,911	87,5	15	S 1 ‰	x_T - 0,981 t
	compartiments	20	167,0	142,9	193,1	2	0,306	6,8	13	NS	
	Totale	34	396,3	- 261,2	1 377,3						
Longueur (150 jours)	Fratries	14	439,1	- 542,2	1 113,5	1	29,757	87,4	15	S 1 ‰	x_T - 0,743 t
	Compartiments	20	140,4	75,1	106,7	2	0,701	13,6	13	NS	
	Totale	34	579,5	- 467,1	1 220,2						
Poids (120 jours)	Fratries	14	2 098,6	- 2 793,4	7 991,2	1	24,301	82,4	15	S 1 ‰	x_T - 0,808 t
	Compartiments	20	975,9	603,6	909,3	2	0,705	13,6	13	NS	
	Totale	34	3 074,5	- 2 189,8	8 900,5						
Poids (150 jours)	Fratries	14	5 046,1	- 5 130,9	10 921,1	1	36,519	92,4	15	S 1 ‰	x_T - 0,838 t
	Compartiments	20	1 559,3	1 050,3	1 296,8	2	0,858	15,8	13	NS	
	Totale	34	6 605,4	- 4 080,6	12 217,9						

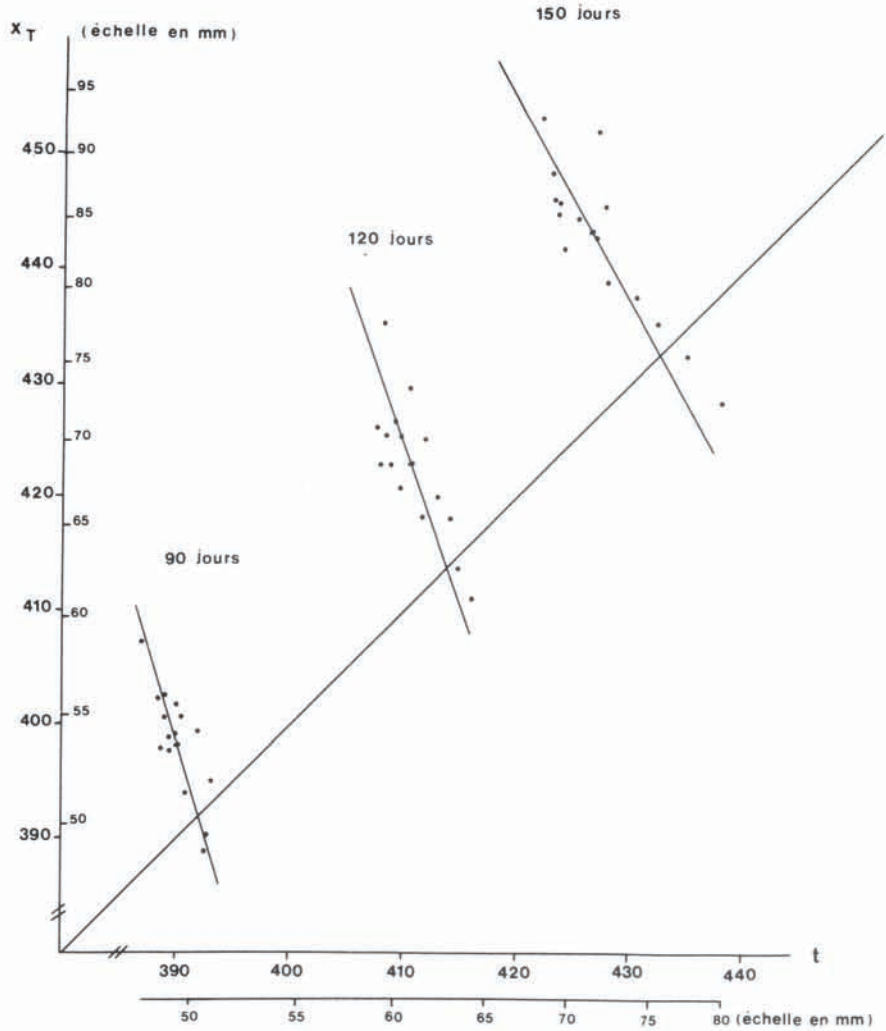

Fig. 2.— Diagrammes de dispersion entre fratries (mesures de longueur) : échantillons testés (x_T) en présence de témoins «golden» (t).

les mesures de longueur, et les variances, covariances et corrélations sont présentées dans le tableau III. Il apparaît que ces deux estimateurs ont une corrélation familiale qui ne se différencie pas de 1, mais que celui tiré de l'analyse discriminante des lots avec témoins «golden» présente systématiquement une variance d'erreur (effet-replicat) plus faible et une variance intra fratries plus forte, donc un pouvoir de discrimination des fratries plus élevé.

DISCUSSION ET CONCLUSION

La présente étude n'a pas pour but l'estimation de la variation génétique de la croissance précoce. On peut néanmoins noter que les résultats des lots élevés sans témoin,

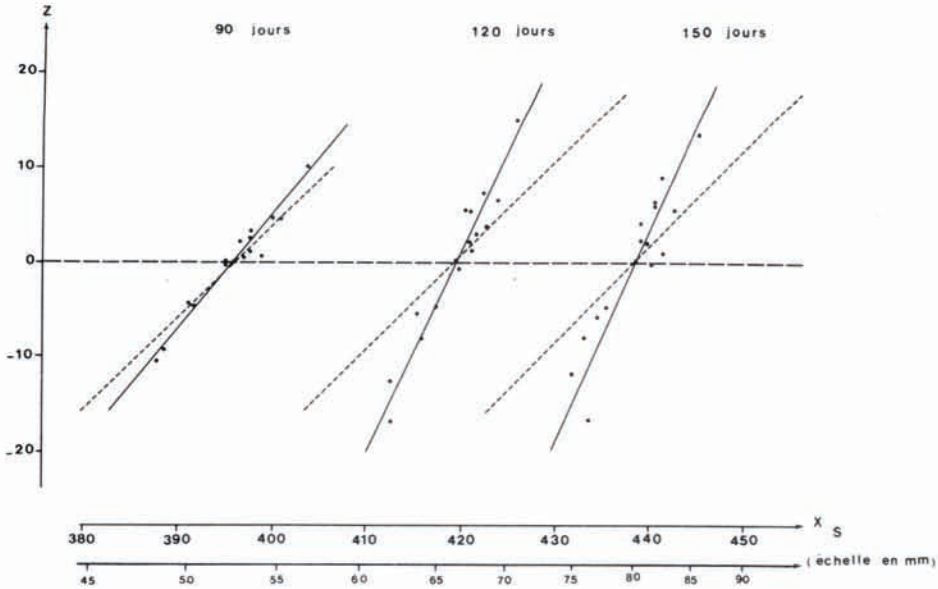

Fig. 3.— Relation entre la fonction discriminante z obtenue avec témoins et la performance X_S mesurée sans témoins (mesures de longueur, moyennes de fratries). --- : axe de pente unité.

Tableau III : Variances, covariance et corrélation des performances familiales moyennes dans les lots sans mélange (moyenne absolue X_S) et dans les lots avec témoins "golden" (fonction discriminante z)

Caractère (âge)	Source de variation	Composantes de variance X_S	Composantes de variance Z	Composante de covariance	Corrélation
Longueur (90 jours)	Fratries	19,4	28,0	23,7	1,02
	Erreur	3,5	1,9	–	–
Longueur (120 jours)	Fratries	13,5	67,9	32,3	1,07
	Erreur	8,5	3,7	–	–
Longueur (150 jours)	Fratries	13,6	65,4	29,5	0,99
	Erreur	5,9	3,6	–	–
Poids (120 jours)	Fratries	125,7	418,9	238,7	1,04
	Erreur	47,7	28,5	–	–
Poids (150 jours)	Fratries	107,8	684,8	280,3	1,03
	Erreur	83,5	32,8	–	–

analysés selon le modèle de Falconer (1960), conduisent à des estimations d'héritabilité de 0,64 (90 jours), 0,34 (120 jours) et 0,30 (150 jours) pour la longueur corporelle et de 0,26 pour le poids à 150 jours, qui sont en accord avec les valeurs obtenues par la plupart des auteurs et citées notamment par Refstie (1980). L'estimation plus élevée obtenue à 90 jours pourrait être le résultat d'effets maternels (Chevassus, 1976).

L'appréciation des effets environnementaux collectifs («effet-bassin») varie selon les conditions expérimentales. Si Klupp (1979) n'a observé aucun effet significatif de cette sorte, par contre Aulstad *et al.* (1972) ont donné des estimations de la variation correspondante comprises entre 3 et 7 p.100 de la variance phénotypique totale. En outre, dans le cas où cet effet a pu être mis en relation avec un paramètre mesurable tel que le nombre de poissons par lot, un ajustement effectué à partir d'une étude de régression a permis une réduction de variance appréciable (Refstie, 1980).

La présente étude fournit des estimations non négligeables de la variation entre compartiments (4 à 9 p.100 de la variance totale), en dépit de la nature apparemment homogène des installations expérimentales et de l'égalité maintenue des effectifs. Une telle variation constitue la source d'erreur la plus importante affectant l'estimation de la performance d'une famille quelconque (testée classiquement sans témoin) pour peu que l'échantillonnage dans chaque lot soit suffisant.

La variance d'erreur de cette estimation est en effet, d'après le modèle hiérarchique équilibré :

$$V(x_{i..}) = \frac{1}{k}\left(\sigma^2_\beta + \frac{1}{n}\sigma^2_\epsilon\right) \text{ (Snedecor et Cochran, 1967)}$$

k étant le nombre de lots et n le nombre d'individus échantillonnés par lot, variance qui s'apprécie par rapport à la variation familiale σ^2_a.

Dans ces conditions, l'utilisation d'individus témoins intra-lots valorisée par la méthode de l'analyse discriminante présente un double intérêt :

— d'une part, la réduction de σ^2_β par la prise en compte de la corrélation positive entre échantillons testés et échantillons témoins intra-femelles, les deux échantillons d'un lot réagissant de façon semblable aux facteurs environnementaux ;

— d'autre part, l'agrandissement de σ^2_α par la prise en compte de la corrélation négative qui s'observe inter-familles et qui s'interprète comme résultant de la compétition entre chaque génotype familial testé et le génotype témoin.

Les résultats de cette expérience font apparaître l'évolution de cette situation compétitive, à partir d'un stade initial où la croissance des lots témoins n'est que peu affectée par les potentialités des fratries correspondantes, vers un point d'équilibre où les lots testés et témoins jouent des rôles presque symétriques (l'appellation de «témoin» devenant alors, en toute rigueur, impropre).

Enfin, la comparaison entre la fonction discriminante obtenue et la performance moyenne familiale mesurée sans témoin met en évidence une très forte liaison linéaire entre les deux caractères, résultat qui implique l'apparente absence d'aptitudes génétiques spécifiques à la compétition. Si ce résultat était confirmé par des études ultérieures plus précises, il permettrait une augmentation importante du rapport efficacité/coût des opérations de testage de groupe chez les Salmonidés grâce à l'utilisation de témoins mutants adéquats.

REFERENCES

AULSTAD D.,GJEDREM T., SKJERVOLD H., 1972.— Genetic and environmental sources of variation in length and weight of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd Can.*, 29 : 237-241.

BARTLETT M.S., 1951.— The goodness of fit of a single hypothetical discriminant function in the case of several groups. *Ann. Eugen.*, 16 : 199-214.

BECKER W.A., 1967.— Manual of procedures in quantative genetics. Washington State Univ. Press (2nd ed.), Pullman, Was., 130 p.

CHEVASSUS B., 1976. Variabilité et héritabilité des performancesde croissance chez la truite Arc-en-ciel (*Salmo gairdneri* Richardson). *Ann. Génét. Sel. anim.*, 8 : 273-283.

CHEVASSUS B., BLANC J.M., GUYOMARD R., CHOURROUT D., 1980.— Genetical research applied to aquaculture in France. ICES, Study group on genetics, Svanø y, Norway.

FALCONER D.S., 1960. Introduction to quantitative genetics. *Oliver and Boyd Ed.*, Edinburgh, 365 p.

GALL G.A.E., GROSS S.J., 1978.— Genetic studies of growth in domesticated rainbow trout. *Aquaculture*, 13 : 225-234.

KINCAID H.L., BRIDGES W.R., VON LIMBACH B., 1977.— Three generations of selection for growth rate in fall-spawning rainbow trout. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 106 : 621-628.

KLUPP R., 1979.— Genetic variance for growth in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, 18 : 123-124.

LEFEBVRE J., 1980.— Introduction aux analyses statistiques multidimensionnelles. Masson (2e ed.), Paris, 259 p.

REFSTIE T., 1980,— Genetic and environmental sources of variation in body weight and length of rainbow trout fingerlings. *Aquaculture*, 19 : 351-357.

SNEDECOR G.W., COCHRAN W.G., 1967.— Statistical methods. Iowa State Univ. Press, Ames, Iow., 593 p.